

Válasz Dr. Csuzdi Csaba opponensi véleményére

Először is, szeretném megköszönni Dr. Csuzdi Csaba opponensi munkáját, dolgozatommal kapcsolatos észrevételeit, méltató szavait, és hogy az értekezést nyilvános vitára javasolja.

A formai kifogásokkal egyetértek. Sajnos, ahogy bírálóm észrevette, a dolgozat összeállításánál két komoly hiba is becsúszott: a 8. ábra aláírásában a piros színnel jelölt klaszternél a *Tapinoma subboreale* fajnév szerepel (a *simrothi* helyett), és a 10. ábra a 8. ábra duplikációja. Nem tudom, hogy utólag van-e lehetőség ezeket egy addendumban kijavítani, vagy megemlíteni. Megértem opponensem véleményét az egyes ábrák részletgazdagságához viszonyított kis méretével kapcsolatban is. Talán szerencsésebb lett volna valamilyen alternatív módon beilleszteni ezeket az ábrákat, esetleg kettényitható, dupla méretű képek formájában.

Egyetértek továbbá bírálóm azon megjegyzésével, hogy érdemes lett volna a faj fogalmának pontosabb tisztázására is hangsúlyt fektetni. A munkámban említem, hogy a "progresszív" fajhipotézis" nagyon közel áll az "elméleti – biológiai fajhipotézishez". Ez így is van. Az utóbbi évtizedekben a fajhipotézis körül vita újra a figyelem középpontjába került (de Quieroz 2005 stb.). Ennek a diskurzusnak a kapcsán sok külön néven futó fajkonceptió látott napvilágot, hogy ezek közül csak néhányat említsek, ismerünk biológiai- (Wright 1940), izolációs- (Mayr 1942), ökológiai- (Van Valen 1976), filogenetikai, vagy hennigi- (Hennig 1966) fajfogalmakat is. Végül vannak olyan faji koncepciók, melyeket mi taxonómusok a munkánk során a gyakorlatban használunk, ilyenek a diagnosztizálható- (Cracraft 1983) és a fenetikus- (Sneath & Sokal 1973) fajfogalmak, vagy a Seifert (2014) által bevezetett „pragmatic species concept”. Nagynak tűnhet a káosz, de mint azt maga de Quieroz (2005) is elismeri, ezek a fogalmak tartalmukban egymással messze nem állnak akkora ellentmondásban, mint azt gyakran gondolni szoktuk. Eme koncepciók mindegyike a *faj*, mint elméleti fogalom egy-egy aspektusát próbálja megragadni és a gyakorlatba átültetve a legjobban visszaadni annak lényegét. Azt a lényegét, amit az adott tudományterületi megközelítés keretei elérhetővé tesznek. A saját magam által alkalmazott *progresszív fajhipotézis* ezeknek a fajkonceptióknak egy gyakorlatban alkalmazható, integratív értelmezését igyekszik erősíteni, amiben a zoogeográfiai adatok, fenológiai adatok, molekuláris filogenetikai eredmények az általam használt (fenetikai) morfológiai fajhipotézis mellé kerülnek és ezek figyelembe vételeivel alakítunk ki egy hipotézist. Én abban hiszek, hogy a különféle megközelítések nyújtotta eredmények integrációjával kerülhetünk a legközelebb a biológiai fajok felismeréséhez.

Egyetértek opponensemmel abban is, hogy érdemes lett volna az NC-klaszterezést, mint fenetikai alkalmazást a modern taxonómiai módszereken túl is szélesebb kontextusba helyezni, hiszen annak, főként az 1970-es években számos művelője akadt (Michener 1970, Sokal and Crovello 1970, Sneath & Sokal 1973).

Bírálóm megemlíti az NC-klaszterezés tesztelését bemutató 5.2.5.2. fejezetre utalva, hogy „Az UPGA ábrán 2 "outlier" előfordulás és 2 másik *cinerea* példány hibás klasszifikációját látjuk. Ez 35 *cinerea* példány esetén azt jelenti, hogy a vizsgált példányok 11,4%-a esetében hibás

klaszterbesorolás történt. Az 50. oldalon azt írja, hogy a 2 outlier példány problémáját kezelte és besorolta a megfelelő fajba. A kérdésem az, hogy melyikbe?”

A saját megközelítésem szerint, az outliereknek éppen az a lényegük, hogy nem tartoznak a hibás besorolások közé. Ennek oka semmiképpen nem a statisztika (értsd kisebb hibaarány közlése a cikkekben) kozmetikázásában, hanem éppen ellenkezőleg, a megerősítő elemzések hibás *a priori* csoportosításának minimalizálásában keresendő. A megerősítő elemzések ugyanis egy előzetes csoportosítást igényelnek, melynek „jósa” kihat az eredményekre. Ha például néhány hibás esetet – outliereket, melyek akár egy harmadik faj egyedei is lehetnek – tudatosan beleerőltetünk valamely *a priori* klaszterbe, akkor óhatatlanul eltorzítjuk a kapott képet és előfordulhat, hogy egy olyan klasszifikációt kapunk eredményül, amely nem valós. Éppen ezt az eshetőséget igyekszem elkerülni azzal, hogy az outlierok cédulázás nélkül, azaz wildcard-ként kerülnek a megerősítő fázisba. Így a módszer azt nem valamely csoport tagjaként értelmezi, viszont a cédulázott esetekből kalkulált modell alapján az LDA ezeket a cédulázatlan eseteket is besorolja. Az ilyen módon kapott klasszifikációs eredmény és a poszterior valószínűség ismeretében hozhatunk döntést az outlierok hovatartozásáról.

A 9. ábrán szereplő két outlier (az ábrán fekete színnel jelölve) minta egyedei a *Formica cinerea* fajba tartoztak egyedenként 0.997 és 1.0 közötti poszterior valószínűséggel.

Bírálom a következő bekezdésben tett kifogásával – nevezetesen, hogy a 2. táblázatban szereplő hibás klasszifikációk helyenkénti túl magas értéke (a K-means esetében egyszer 48.54%) gyengíti az algoritmus használhatóságát – viszont nem értek maradéktalanul egyet. A 2. táblázatban felsorolt tesztelési eredmények közül az UPGMA, a Ward, a NC-Kmeans és az NMDS módszerek vonatkoznak az NC-klaszterezésre, a K-means oszlopban található eredmények, amelyben a 48,58%-os klasszifikációs hiba is látható, hagyományos úton történő elemzéssel születtek, mintegy szembe állítva a hagyományos elemzést (amely az alapadatokat használja inputként) a saját módszerem hatékonyságával (amelynek inputja az NC-klaszterezés során kapott diszkriminánsok mátrixa). A hagyományos K-means klaszterezés által kapott átlagos osztályozási hiba (21,5%) és az esetenként kiugróan magas klasszifikációs hibaszázalékok (max. 50%) a többi, NC-klaszterezéssel elért jobb eredményekkel szemben éppen az NC-klaszterezés előnyére nyújtanak egyértelmű bizonyítékot. Az NC-klaszterezés adatsűrítési folyamatának outputját, a diszkriminánsokat inputként használó NC-K-means klaszterezés ugyanis mindössze 2,09% átlagos klasszifikációs hibával oldotta meg az osztályozási feladatokat, ami drasztikus hibaszázalék csökkenés a hagyományos módszerhez képest. Érdekes, hogy nem a további elemzés (AGNES, NMDS, K-means), vagy a távolságmódszerek (UPGMA, Ward), hanem az NC-klaszterezés első lépése, az alapadatokból generált diszkriminánsok felhasználása adja az elemzés sikerét. Ezek használatával a második lépésben használt módszerektől függően átlagosan 2-5%-os klasszifikációs hiba érhető el, míg az alapadatokkal mindez, ugyan ezekkel a módszerekkel akár a tízszeresére is ugorhat.

Az opponensem által említett *Temnothorax* fajtárok, a *T. crasecundus* - *T. crassispinus* fajtár, valamint a *T. laconicus* - *T. lichtensteini* fajtár valóban a problémás esetek közé tartoznak, melyeket egy-egy külső jelleg alapján nagyon nehéz, vagy lehetetlen meghatározni. Ezeknél a fajoknál kizárólag a többváltozós stratégia jelent megfelelően hatékony segítséget. Opponensem kérdésére, hogy lehetséges-e, hogy ezek valójában egyazon fajba tartoznak, azt

tudom válaszolni, hogy elméletileg lehetséges, de néhány ismeret ennek ellentmond. Először is az a tény, hogy két, ún. kriptikus faj morfológiailag egymástól nehezen elkülöníthető – és többváltozós elemzéseket kell segítségül hívnunk a meghatározásukhoz – nincs kapcsolatban a fajok valódi elkülönülésével. (Elkülönülésük korával már inkább.) A fajok tagjai ugyanis nem azon morfológiai jegyek alapján ismerik fel egymást, amit mi is használunk, a fajok közötti morfológiai eltérések leginkább az elszigetelődésük során beálló reproduktív izoláció melléktermékének tekinthetők. Többváltozós módszerekkel ezek a morfológiában adódó különbségek jól detektálhatók. A faji határ meglétét a morfológiai mintázatban tapasztalható kontinuitás megszakadása jelenti. Mindkét említett fajpár parapatikus elterjedésű, azaz a fajpárok tagjai egy szűk, 20-50 km széles kontaktzónában találkoznak. Vizsgálataink során ezért külön hangsúlyt fektettünk a kontaktzónákból gyűjtött minták vizsgálatára, hogy kiderítsük, vajon előfordul-e keveredés a két faj között, avagy sem. Az eredmények azt mutatták, hogy ezeken a közösen elfoglalt területen sem a fajok intraspecifikus polimorfizmusa, sem pedig az átmeneti formák gyakorisága nem növekedett meg, vagyis morfológiai módszerekkel nem mutatható ki fajok közötti keveredés (Csősz et al. 2014, Seifert & Csősz 2015). A mitokondriális COI szakaszok vizsgálata, bár közkedvelt és olcsó megoldás, azonban annak sok hiányosságával (Collins & Cruickshank 2013) önmagában nem perdöntő.

Egyértelmű választ a feltett kérdésre nukleáris gének vizsgálata tudna adni. A későbbiekben a kérdésben szereplő fajpárok, továbbá a *Temnothorax sordidulus* fajkomplex tagjainak hasonló problémájára mindenképpen szeretnék megnyugtató választ találni például UCE - Ultra Conservative Elements segítségével.

Bírálom az egyik munkámmal (Csősz et al. 2015) kapcsolatban feltett biogeográfiai jellegű kérdéseire két lépésben szeretnék válaszolni:

A T. nylanderi fajcsoport angustifrons fajkomplex elterjedése érdekes biogeográfiai kérdéseket is felvet. A fajkomplex fajainak jelentős többsége Anatólia területéről illetve Kréta szigetéről került elő – kivéve 2 görögországi előfordulást, melyet a szerző behurcolásnak tekint.

A *Temnothorax nylanderi* fajcsoport revíziójának publikálása idején (2015-ben) a *T. angustifrons* komplex fajai közül két faj, a *T. angustifrons* és a *T. subtilis* egy-egy előfordulása volt ismert a kontinentális Görög területekről. A fajkomplex névadó faja, a *T. angustifrons* egyetlen görögországi előfordulása egy tengerparthoz közeli olajfaültetvényről ismert, a *T. subtilis* pedig egy természetközeli lelőhelyről, 1200m tengerszint feletti magasságról származik. Az előbbi faj esetében továbbra sincs bennem kétség, hogy az egy ember általi behurcolás eredményeként került a kontinensre, de a *T. subtilis* esetében ma már sokkal óvatosabb lennék, és inkább egy ritka természetes előfordulásról írnék.

A krétai előfordulást azonban a Kréta-Rodosz hátságon keresztül történő negyedkori diszperzióval magyarázza. Ha a fajkomplex tagjai a negyedkori alacsony tengerállást kihasználva kerültek Krétára, miért nem találhatók meg Ciprus szigetén (vagy ez csak adathiányos terület?), ill. miért nem terjedtek át kontinentális Görögországra (ami nem volt annyira elszigetelt Anatóliától mint Kréta).

Az a kérdés, hogy a *T. angustifrons* komplex fajai miért nem terjedtek át az Európai kontinensre, holott Kréta szigetéről két fajuk, a *T. lucidus* és a *T. subtilis* is ismert.

A kérdés egyértelmű megválaszolásához a rendelkezésünkre álló információk korlátozottak, de hadd vázoljam az általam legvalószínűbbnek vélt scenáriót azt illetően, hogy miért a jelenleg ismert képet látjuk. A megfogalmazás nem véletlen, ugyanis az Égei-szigetvilág egyes szigeteiről szinte alig áll rendelkezésünkre értékelhető anyag, így nem zárható ki, hogy a *T. angustifrons* fajkomplex fajainak kisebb szigetekről való hiányát mintavételi hiba okozza. A görög szárazföldi területekről viszont jelentős mennyiségű minta áll rendelkezésünkre, így a *T. angustifrons* fajkomplex fajainak Európai hiányára más magyarázatokat kell keresnünk. A *T. nylanderi* fajcsoport – ahová többek között a *T. angustifrons* fajkomplex is tartozik – több fajánál (*T. crasecundus*, *T. parvulus*) is megfigyelhetjük, hogy azok elterjedése az Európai kontinensről átnyúlik Anatólia területére. Ebből kiindulva olyan komoly geográfiai akadályt, amely a *Temnothorax* fajok útjába kerülve meggátolná azok átkelését a Boszporuszon, nem feltételezek. Mégis, több más, az Európai kontinensen elterjedt *Temnothorax* faj (*T. ichtensteini*, *T. helenae*, *T. tergestinus*) elterjedése viszont megáll az anatóliai területek előtt. A jelenség tehát nem kizárólag a *T. angustifrons* komplex fajaira jellemző, jelen van más komplexek esetében is, csak fordított irányban – bár való igaz, hogy fajkomplex-szinten az utóbbi esetben válik látványossá a jelenség, melynek okát én nem annyira geográfiai, vagy klimatikus okokkal, hanem inkább kompetitív kizárással magyaráznám. Általam a legvalószínűbbnek ítélt magyarázat ugyanis az, hogy a két kontinens (földrajzi okokból hadd nevezzem most így) eltérő őshonos *Temnothorax* fajkészlete meggátolja, vagy jelentősen megnehezíti újabb fajok megtelepedését.

Bírálom nagyon pontosan írta le a Malagasi régió Kainozoikumi fauna-alakulásának ma ismert folyamatát. A Madagaszkári hangyafauna majdnem kizárólag az Afrikai kontinensről származik. Csak a teljesség kedvéért említem meg, hogy a hangyáknál vannak kivételek: az *Aphaenogaster*, *Kyidris*, *Vollenhovia* Fisher (1996), valamint legújabb kutatások szerint a *Ponera* (Csősz & Fisher in prep) génusz is Indo- ausztráliai eredetű. Ezek a fajok a nagy Indiai-óceáni egyenlítői áramlatokkal juthattak a Malagasi régióba, méghozzá valamikor az Miocén-Pliocén időszakokban.

Az említett *Nesomyrmex* génusz viszont minden bizonnyal Afrikai eredetű, a Malagasi régiótól keletebbre nem is fordul elő és azokról a területekről fossziliákból sem került elő. Biztosra vehetjük tehát az afrikai eredetet, és a jelenlegi ismereteink szerint a Malagasi *Nesomyrmex* fauna megtelepedése több hullámban következhetett be. Minden Malagasi *Nesomyrmex* fajcsoport képviselőinek fajcsoport szinten megvannak az afrikai kontinensen is élő rokonai, kivéve a *N. hafahafa* fajcsoportnak megfelelő kládot. Manapság ugyanis nem hogy Afrika, de a világ *Nesomyrmex* fajai között sem találunk hasonló felépítésű elemeket. Nagyon valószínű, hogy a *N. hafahafa* fajcsoport is eredetileg Afrikából származott, azonban a csoport tagjai mára az Afrikai kontinensen kihaltak. Érdekesség, hogy a fajcsoport 4 faja közül kettő, a *N. hafahafa* és a *N. medusus* viszonylag nagy kiterjedésű populációkat alkot, a *spinusus* és a *capricornis* viszont mindössze két-két kis foltból lett gyűjtve 2002-ig bezárólag (lásd a mellékelt ábrát). A két utóbbi faj példányai esetében magasabb volt az aszimmetria aránya is (Csősz unpubl.), ami beltenyészetre is utalhat. A kézirat készítésekor a társszerzőm egy hónapos Madagaszkári expedíción vett részt, így volt lehetősége gyűjtéseket szervezni az adott területeken, de már egyetlen példányt sem sikerült találnia ezekből a fajokból. Nem zárhatjuk ki a lehetőségét, hogy a két említett faj idő közben – ha úgy tetszik a szemünk előtt – kihalt. A

N. hafahafa fajcsoport tehát egy reliktnak számít, aminek legközelebbi rokonait más területeken már nem találjuk meg és Madagaszkáron is visszaszorulóban lehet.

Végezetül szeretném még egyszer megköszönni opponensem részletes bírálatát, fontos észrevételeit és kérdéseit, és eddigi munkám pozitív értékelését.

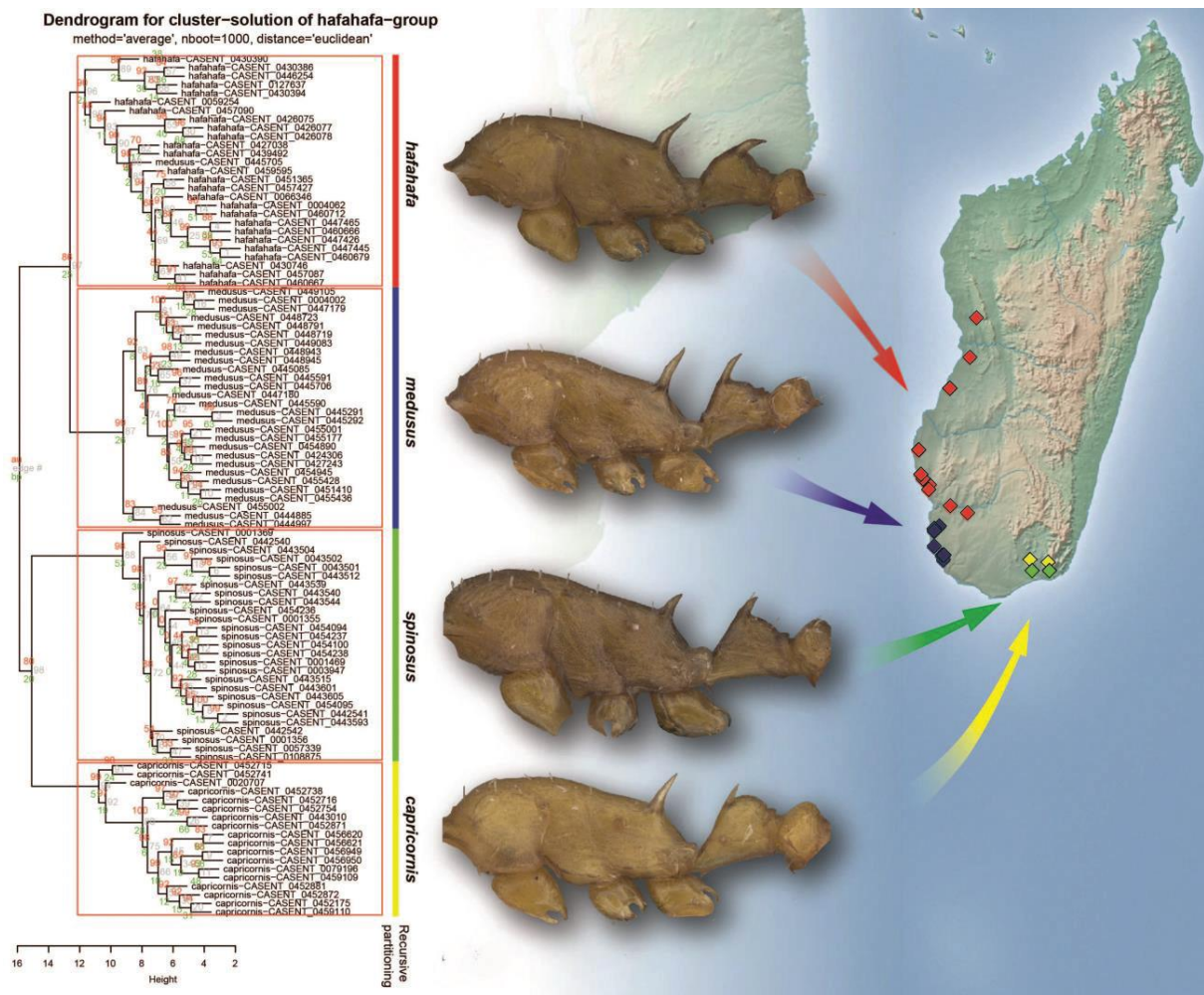
Budapest, 2019. 02. 11.

Csász Sándor

Felhasznált irodalom

- Collins, R. A., & Cruickshank, R. H. (2013). The seven deadly sins of DNA barcoding. *Molecular ecology resources*, 13(6), 969-975.
- Cracraft J. (1983). Species concepts and speciation analysis, *Curr. Ornithol.* 1: 159-187.
- Csősz S, Heinze J, Mikó I (2015) Taxonomic Synopsis of the Ponto-Mediterranean Ants of *Temnothorax nylander* Species-Group. *PLoS ONE* 10(11): e0140000. doi:10.1371/journal.pone.0140000.
- Csősz S., Seifert B., Müller B., Trindl A., Schulz A. & Heinze J. (2014). Cryptic diversity in the Mediterranean *Temnothorax lichtensteini* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Organisms Diversity & Evolution*, 14(1), 75-88.
- Csősz, S., & Fisher, B. L. (2015). Diagnostic survey of Malagasy *Nesomyrmex* species-groups and revision of hafahafa group species via morphology based cluster delimitation protocol. *ZooKeys*, (526), 19.
- de Queiroz K. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 102 (pg. 6600-6607)
- Fisher, B. L. (1996). Origins and affinities of the ant fauna of Madagascar. *Biogeographie de Madagascar*, 457-465.
- Hennig W. (1966). *Phylogenetic systematics*, UrbanaUniversity of Illinois Press
- Mayr E. (1942). *Systematics and the origin of species*. New York Columbia University Press
- Michener C. D. (1970). Diverse approaches to systematics, *Evol. Biol.* 4: 1-38.
- Seifert, B. (2014). A pragmatic species concept applicable to all eukaryotic organisms independent from their mode of reproduction or evolutionary history. *Soil Organisms*, 86(1), 85-93.
- Seifert B. & Csősz S. (2015) *Temnothorax crasecundus* sp. n.–a cryptic Eurocaucasian ant species (Hymenoptera, Formicidae) discovered by Nest Centroid Clustering. *ZooKeys*, 479: 37.
- Sneath P. H. A. & Sokal R. R. (1973). *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*, San Francisco W. H. Freeman
- Sokal R. R. & Crovello T. J. (1970). The biological species concept: A critical evaluation, *Am. Nat.* 104: 127-153.
- Van Valen L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks, *Taxon*, 25: 233-239.
- Wright S. & Huxley J. (1940). *The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation*, The new systematics, LondonOxford University Press

Mellékelt ábra.



Forrás: Csősz & Fisher (2015). ZooKeys 526: 19–59. doi: 10.3897/zookeys.526.6037